from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Studien über Pneumatokarpien

Von

Dr. Otto Baumgärtel

Aus dem Botanischen Institut der k. k. deutschen Universität in Prag

(Mit 1 Tafel und 4 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Jänner 1917)

Allgemeines über Pneumatokarpien.

Von meinem verehrten Lehrer und Vorstande, Prof. Dr. Beck v. Mannagetta, angeregt, habe ich es unternommen, im Laufe des Sommers 1916 eine Reihe von Untersuchungen über jene Fruchtformen anzustellen, deren Größe und Wachstum durch inneren Gasdruck modifiziert erscheint. Alle Früchte, deren Perikarp durch innere Blähung aufgetrieben wird, mögen im Verlaufe folgender Studien als Pneumatokarpien bezeichnet werden, ein Ausdruck, der etwas rein Genetisches beinhaltet und die systematisch verschiedensten Fruchtformen begreifen muß.

Durchmustert man die Früchte nach diesem Gesichtspunkte, so wird man wohl recht interessante Typen finden, aber mit Erstaunen feststellen müssen, wie wenig die bisherige Literatur entsprechende Studien im anatomischen, biologischen und physiologischen Sinne beinhaltet. Und doch halte ich es der Mühe wert, diesem Brachlande etwas abzugewinnen, weil der Gedanke naheliegt, daß entsprechende Untersuchungen bei so verschiedenartigen Fruchtformen mehr als einen Typus von Gasbildung aus dem Baue der Gewebe und experimentellen Daten festzustellen vermöchten. Dabei benutzte ich nachstehende Literatur insoweit, als ihre Resultate in das engere Gebiet meiner Studien fallen, während ich

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

mich sonst auf keinerlei spezielle Arbeiten berufen kann, wenn ich von Lubimenko's Studie absehe (12). Meine Untersuchungen erstrecken sich auf folgende Arten:

Astragalus cicer L.
Colutea halepica Lam.
Colutea orientalis Mill.
Nigella damascena L.
Staphylea Bumalda D. C.
Staphylea pinnata L.

Es sind also die Blähfrüchte systematisch verschiedener Familien, deren Untersuchung experimentell und anatomisch erfolgte, um an der Hand eines sorgfältig geprüften Tatsachenmaterials einen Einblick in die Gewebefunktion der Pneumatokarpien zu ermöglichen.

Schon die primitive Untersuchung der Pneumatokarpien beim Drücken zwischen den Fingern lehrt, daß das Perikarp eine Gasmenge einschließt. Öffnet man mittels Einstiches die Fruchtwand, ohne einen äußeren Druck auf sie auszuüben, so erfolgt weder eine auffällige Erschlaffung des Perikarps, noch entweichen unter Wasser Gasperlen, wenn nicht der Druck bei allzu tiefem Eintauchen der zu prüfenden Früchte das eingeschlossene Gas herauspreßt. Lubimenko (12) prüfte die Hülsen von *Colutea arborescens*, *Pisum sativum* und *Lathyrus latifolius* bezüglich des Druckes des eingeschlossenen Gases und fand gegenüber der äußeren Luft einen Überdruck von 0·15 bis 0·26 Atm. bei *Colutea*. Dieser Überdruck ist es, der als formende Kraft der Pneumatokarpien tätig ist. Jede Wandverletzung nämlich, die die Druckdifferenz zwischen innerer und äußerer Atmosphäre aufhebt, führt je nach dem Entwicklungsstadium der Früchte zum Verkümmern oder Stillstande des Wachstums. Ist hingegen das Perikarp in normaler Verfassung, dann erfährt die sich entwickelnde Fruchtwand von innen her einen höheren Druck, der zur Aufblähung des Fruchtknotens führt. Dem inneren Überdruck entspricht also Flächenwachstum des Perikarps, bis entweder der höhere Innendruck durch Stillstand der Gasbildung oder durch Verletzung der Fruchtwand aufgehoben wird.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Der Werdegang einer Glaskugel, die durch den Luftdruck der Lunge und der Mundmuskeln eines Arbeiters aufgeblasen wird, kann annähernd die Fruchtbildung von Pneumatokarpien veranschaulichen. Während dort die zähe Glasmasse unter Dickenabnahme an Flächenweite gewinnt, sind es hier Wachstumsvorgänge im Bereiche der Wandgewebe, die zu einer Vergrößerung der Fruchtwand führen. Daß die Lufttemperatur, die strahlende Sonnenwärme den inneren Gasdruck verschieden gestalten dürften, kann man nach physikalischen Analogien schließen, so daß die ökologischen Faktoren im Vereine mit den klimatischen die Fruchtbildung beeinflussen. So konnte ich besonders schön bei *Staphylea Bumalda* Licht- und Schattenfrüchte unterscheiden, welch letztere bedeutend schlaffer entwickelt waren als die reichbesonnten. Diese wiederum waren viel praller als die Lichtfrüchte der Nordseite. Längere Regenperioden und kühle Witterung führen vielfach zu Kümmerformen, während die assimilatorische Tätigkeit der Blätter und grünen Fruchtwandungen keine auffälligen Störungen erleidet.

Als nächste und interessanteste Frage drängt sich jene nach der Herkunft der eingeschlossenen Gasmenge auf. Unzweifelhaft muß das Endokarp im weitesten Sinne, die Innenseite der Frucht, als Entstehungsort bezeichnet werden. Um diese Annahme experimentell zu begründen, wurde folgende Versuchsanordnung getroffen: Frischgepflückte Früchte der genannten Arten wurden zuerst im unverletzten Zustande bei konstanter Temperatur und Abschluß von Luftströmungen sorgfältig gewogen und ihr Gewichtsverlust pro Stunde bestimmt. Dann wurden andere frischgepflückte Früchte derselben Arten durch Längsschnitte geöffnet, die Wundränder mit Vaselin verschlossen und wiederum der stündliche Gewichtsverlust bestimmt.

Die Differenz zwischen den Daten im ersten und letzteren Falle gibt den Anteil des Gewichtsverlustes an, der auf den Bereich der Fruchtinnenseite entfällt. Die Abgabe besteht in Wasserdampf und wird in folgender Tabelle in Prozenten des Frischgewichtes angeführt, wobei die mit *a* bezeichnete Rubrik die stündliche Abgabe der Außenseite, die mit *b* bezeichnete die der Innenseite während derselben Zeit bei einem

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Temperaturmittel von +23° C. angibt. Die Rubrik *c* enthält die Zahl der auf 1 mm^2 der Außenseite der Frucht entfallenden Spaltöffnungen, *d* die durchschnittliche Länge, *e* die durchschnittliche Breite der Spalte im Maximum, *f* den Flächeninhalt der Spalte und *g* den transpirierenden Anteil eines Quadratmillimeters. *d* und *e* sind in Mikron, *f* und *g* in Quadratmikron angegeben. Die Spaltform wurde bei der Flächenberechnung als Ellipse aufgefaßt, während sie streng genommen zwischen dieser und dem Zweiecke liegt. Alle Angaben stellen die Durchschnittswerte unzähliger wochenlanger Messungen vor und sollen die Transpirationsverhältnisse des Exokarps mit Daten belegen, welche später die anatomischen Befunde erklären sollen.

Versuchsobjekt	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*
Astragalus cicer L.	2	13	30	17	5	255	8.010
Colutea halepica Lam.	6	2	40	13	6	245	11.025
Colutea orientalis Mill. ..	4	6	45	13	4	163	6.520
Nigella damascena L.	2	4	22	17	4	213	4.686
Staphylea Bumalda D. C. .	3	5	35	14	4	175	6.125
Staphylea pinnata L.....	2	11	28	17	4	213	5.964

Da sich die Tabelle in Maximalangaben bewegt, welche das äußerste Optimum darstellen, so belehrt sie nur über die bestmöglichen Fälle, welche mit den experimentellen Daten mehr, minder übereinstimmen. So werden z. B. selten alle Spaltöffnungen die maximale Öffnungsweite aufweisen, und deshalb stimmen die Transpirationsverluste nicht mit jener Proportionalität, die den berechneten Flächen entspräche. Auch die Zahl der Spaltöffnungen zeigt kein ideales Übereinstimmen mit der prozentuellen Verdunstungsmenge.

Teils mache ich hierfür später zu besprechende anatomische Verhältnisse, teils die Individualität des Organismus verantwortlich, die allen Experimenten zum Trotze einen letzten, unfeststellbaren Faktor enthält. Eines lehrt aber die Tabelle unzweifelhaft, daß nämlich ohne jeglichen stomatären Apparat die Innenseite der Frucht imstande ist, Wasserdampf

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

abzugeben. Denn soviel muß aus den anatomischen Untersuchungen vorweggenommen werden, daß das Exokarp allein normale Spaltöffnungen besitzt.

»Im großen und ganzen ist durch die Befähigung zur Transpiration auch die Austauschfähigkeit für Gase gekennzeichnet, die in einem ähnlichen Sinne wie die Abgabe von Wasserdampf von der Benutzung offener Ausführungsgänge und der Beschaffenheit der abgrenzenden Haut abhängig ist« (**19**, 160). Wenn also die Größe der Transpiration der Fruchtinnenseite durch Versuche festgelegt ist, so ist damit auch der Beweis erbracht, daß im Innern der Frucht gasausscheidende Gewebe vorhanden sein müssen. Es soll die Aufgabe spezieller anatomischer Untersuchungen im folgenden sein, die einzelnen Perikarpgewebe auf die Möglichkeit dieser Funktion hin zu prüfen. Alle Versuche, durch Verdeckung mit einer Vaselinschichte einzelne Teile des Perikarps, wie Exokarp, Endokarp, Plazentarregion, Samenanlagen der Transpiration zu entziehen, ergaben bei der Kleinheit (*Astragalus*) oder Gebrechlichkeit der Objekte (Samenanlagen von *Colutea*) keine sicheren Resultate, um so mehr, als bei der Manipulation bereits Gewichtsverluste eintreten und andrerseits durch den Vaselinaufstrich eine Gewichtszunahme erfolgt. Auch ist diese Methode insofern ungenau, als es schwierig ist, das gewünschte Areal scharf abzugrenzen. So wandte ich die Methode der Gewichtsdifferenzen an, um dann ihre Ergebnisse mikroskopisch zu untersuchen und abzuschließen.

Was man also den makroskopischen Befunden entnehmen kann, ist, daß alle Pneumatokarpien im Fruchtinnern Gas ausscheiden, welches den Fruchtknoten aufbläht und dessen Ausscheidung auf einem gewissen Entwicklungsstadium aussetzt, worauf die Vertrocknung und Dehiszenz der Frucht beginnt.

Über die Zusammensetzung des im Innern von Früchten enthaltenen Gases hat De Negri (3) Untersuchungen angestellt und gefunden, daß in der Balgfrucht einer *Gomphocarpus*-Art folgendes Gasgemisch eingeschlossen war:

In halbreifen Bälgen der unteren Zweige mit einem mittleren Gasvolumen von 15 cm^3:

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

CO_2	9·88 %
O	16·59
N	73·53

In ausgereiften Bälgen der oberen Zweige mit einem mittleren Gasvolumen von 13 cm^3:

CO_2	3·48 %
O	23·15
N	73·37

Der Vergleich mit der Zusammensetzung der atmosphärischen Luft in Volumprozenten:

CO_2	0·04 %
O	20·81
N	79·19

ergibt, daß die im Perikarp eingeschlossene Luft bedeutend reicher an Kohlendioxyd ist, welcher Gehalt in der reifen Frucht wieder abgenommen hat. Das Gasgemisch läßt sich demnach als luftähnlich mit bedeutendem Gehalte an CO_2 auffassen. Wenn mir auch keine genaue Analyse der in den von mir untersuchten Blähfrüchten eingeschlossenen Luft möglich war, so vermag ich doch unter Hinweis auf die erhebliche Trübung von Kalkwasser, über dem ich in je einem Probegläschen einerseits das der Frucht entnommene Gas, andrerseits zur Kontrolle atmosphärische Luft auffing und stehen ließ, den höheren Gehalt an Kohlendioxyd im ersteren Falle zu erschließen. Alle diesbezüglichen Proben bei einer Wirkungsdauer von 24 Stunden führten zur Fällung von Kalziumkarbonat, welche mehr minder reichlich ausfiel, während die atmosphärische Luft kaum eine Trübung verursachte. Livache's (10) Angaben, nach denen die in lebenden unversehrten Früchten enthaltene Luft aus Sauerstoff und Stickstoff im Verhältnisse der atmosphärischen besteht, während das Kohlendioxyd erst infolge der Verletzungen auftreten solle, entstammen Versuchen, welche mit saftigem Obste und fleischigen Früchten angestellt wurden. Mögen daselbst diese Resultate gelten, bei den Pneumatokarpien ist der höhere

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Kohlendioxydgehalt des eingeschlossenen Gasgemisches wohl kaum zweifelhaft, wenn man bedenkt, wie wenig eine geringe Einstichwunde für den Gasaustritt die Zusammensetzung des ausströmenden Gases während weniger Augenblicke zu verändern vermag.

Die Anatomie der Pneumatokarpien.

Beim Studium der anatomischen Verhältnisse der von mir untersuchten Pneumatokarpien wurde ich von dem Gedanken geleitet, daß die Art und Weise der Gasbildung in der Beschaffenheit der Fruchtgewebe begründet sein müsse und sorgfältige Untersuchungen derselben unter dem Mikroskop an der Hand von guten Schnitten die makroskopischen Beobachtungen vervollständigen und begründen könnten. Meine Vermutung, daß die Blähfrüchte genetisch keinen einheitlichen Typus darstellen, sondern die Herkunft des in ihnen eingeschlossenen Gasgemisches mannigfach sein dürfte, glaube ich durch die Resultate meiner Untersuchungen bestätigt gefunden zu haben. Im folgenden vereinige ich bei der Beschreibung der Gewebe ähnliche Befunde zu einem Typus, nachdem ich die Anatomie der Pneumatokarpien der einzelnen von mir untersuchten Arten dargelegt haben werde.

1. **Staphylea pinnata** L. (Fig. 1, Taf. *B*).

Die Frucht (Pimpernuß) ist eine dünnwandige, blasig aufgetriebene Kapsel mit zwei oder drei Fächern, welche sich in ebensoviele distale, spitze Zipfel fortsetzen und meist ein bis drei große Samen enthalten. Die im unreifen Zustande grüne, eigentümlich schwammig anzufühlende Fruchtwand ist reich geadert und öffnet sich fachspaltig in der Gegend der endständigen Zipfel an vorgezeichneten Streifen. Je nachdem die Kapsel zwei oder drei Fächer besitzt, weisen Querschnitte durch den Fruchtstiel zwei, beziehungsweise drei zentrale und ebensoviele periphere Gefäßbündel auf, von denen erstere sich in je zwei Stränge spaltend die Plazentarregion versorgen, während die peripheren das Aderwerk der Fruchtwand bildend in der Gegend der Fruchtzipfel sich verlieren. An den zentralwinkelständigen Plazenten sitzen die Samenanlagen vermittels

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

eines ganz kurzen Nabelstranges fast unmittelbar. Vielfach finden sich Fruchtfächer ohne jegliche Samenbildung, aber nicht minder gebläht als die fertilen, weshalb die sich entwickelnden Samen kaum bei der Gasbildung in Betracht kommen dürften.

Die Fruchtwand wird von den drei Gewebelagen des Exo-, Meso- und Endokarps gebildet, welche in scharfer gegenseitiger Abgrenzung wohlunterscheidbar sind.

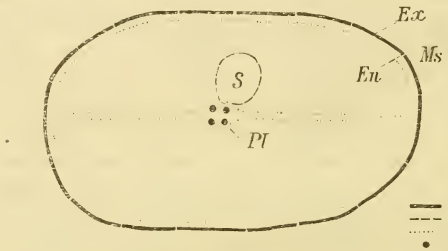


Fig. 1.

Schematischer Querschnitt durch eine Kapsel von *Staphylea*. Die Figur soll die verschiedene Durchlässigkeit für Wasserdampf und Gase des Exokarps (*Ex*), des Endokarps (*En*), der Plazenta (*Pl*) und der Testa (*S*) veranschaulichen. Dabei bedeutet —— inpermeabel, – – – semipermeabel, ... permeabel, ● Gefäßbündel.

Das Exokarp hat epidermalen Charakter. Die einzelnen Zellen sind polygonal, vielfach verzerrt mit gerundeten Ecken. Die Kutikula ihrer Außenwand erreicht die Dicke von 4 μ. Lückenlos aneinandergrenzend, bilden die Zellen dieses Hautgewebes eine ziemlich undurchlässige Schichte, welche durch Vermittlung funktionsfähiger Spaltöffnungen mit dem inneren Gewebe Verbindungen herstellt. Die geringe Anzahl von 28 Spaltöffnungen für das Quadratmillimeter deutet auf geringe Transpirationsmöglichkeit hin, womit auch ein entsprechend geringer Gasaustausch in Verbindung steht.

Das Mesokarp ist ein äußerst lockeres Gewebe, das eine spongiöse Struktur besitzt. Seine Zellen sind langgestreckt, verzweigt und schließen sich mittels ihrer Fortsätze zu einem weitmaschigen Gefüge zusammen, das strukturell einem räum-

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

lichen Netze entspricht. Dieses Netzparenchym ist der Ort der Assimilation und Atmung. Sämtliche Zellen sind reichlich mit Chloroplasten ausgestattet, besitzen dünne Zellulosemembranen und bilden in ihrer Gesamtheit infolge der Maschenstruktur ein Optimum an Oberfläche, die von dem Gasgemenge bestrichen werden soll. In diesem Netzparenchym verästeln sich auch die Verzweigungen des Leitungsgewebes. Es sind dies Züge von Spiraltracheiden, die weithin von zarten Phloemelementen begleitet werden; letztere grenzen unmittelbar an die Parenchymzellen des Mesokarps. Während im Mesokarp der übrigen von mir untersuchten Blähfrüchte stets Stärke zu finden war, ergab die Jodreaktion bei den Früchten von *Staphylea* kein derartiges Ergebnis. Entweder erfolgt hier die Synthese der bei der Assimilation entstehenden Kohlehydrate nicht bis zur Stärke oder aber überwiegt die Veratmung der Assimilate in dem Netzparenchym.

Die geringe Anzahl von Spaltöffnungen und die experimentellen Daten weisen auf die mindere Transpiration nach außen hin, mit welcher auch eine mindere Austauschfähigkeit für Gase verbunden ist. Die ins Mesokarp auf stomatärem Wege diffundierende Luftmenge wird demnach wohl ganz vom assimilatorischen Apparat beansprucht werden; während nach Verarbeitung der 0·04 % CO_2 eine entsprechende Menge von Kohlehydraten vorhanden ist, können diese von den 20·81 % O abgebaut werden, wobei infolge der geringen Austauschmöglichkeit nach außen im Mesokarp eine Anreicherung von Kohlendioxyd stattfindet, so daß ein höherer Partialdruck derselben im Mesokarp sich einstellt. Nach außen begrenzt dieses die kutinisierte Schichte des Exokarps und der Spaltöffnungsapparat mit geringen Austauschmöglichkeiten. Nach innen bildet das Endokarp als wassergetränkte Membran ein Mittel für diosmotischen Durchgang von Wasserdampf und anderen Gasen, unter denen besonders das Kohlendioxyd schnell hindurchtritt. Die Transpirationsquote der Fruchtinnenseite der obigen Tabelle erläutert dies. Bringt man ferner eine geöffnete Kapsel von *Staphylea* in einen abgekühlten Raum, so werden Wassertröpfchen auf der Innenwand sichtbar. Diese Umstände erklären die kohlendioxydreiche innere Atmosphäre

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

der Blähfrüchte, da vor allem CO_2 osmotisch an den Innenraum der sich entwickelnden Kapseln abgegeben wird.

Das Endokarp stellt eine einschichtige Zellfläche dar, welche aus gestreckten, gegen die Enden sich verjüngenden Elementen besteht, deren Zellwände allseits von einfachen Tüpfeln durchsetzt werden und deutlich Holzreaktion geben. Das Zellumen ist von flüssigem Inhalte bei unreifen Früchten erfüllt. Mit zunehmender Reife schwindet die Flüssigkeit aus den Zellen des Endokarps und die austrocknenden Membranen erschweren immer mehr jeglichen osmotischen Durchgang. Mit der Vertrocknung des Perikarps beginnt die Dehiszenz der Kapsel entlang der Trennungsstreifen der distalen Fruchtzipfel, wodurch das Fruchtinnere sich der äußeren Atmosphäre erschließt.

Die Gründlichkeit der Untersuchung erfordert es, auch die übrigen Gewebe im Bereiche des Perikarps zu berücksichtigen. Von solchen kommt zunächst die Plazentarregion in Betracht, weil daselbst infolge des Verlaufes der zuführenden Leitungswege ein reger Stoffwechsel erwartet werden darf. Das Mesokarp dieses Teiles der Frucht erweist sich viel weniger chlorophyllhaltig und seine Zellen schließen mit geringen Interzellularen zum Plazentargewebe aneinander. Das Endokarp überzieht bis auf die Stellen, wo die Nabelstränge auszweigen, lückenlos beiderseits die Scheidewand der Fruchtfächer. Die beiden Plazentarstränge entsenden abwechselnd einen funikularen Strang zu den in zwei Reihen angeordneten Samenanlagen. Die Plazenten selbst sind zwei zentralwinkelständige Wülste, zwischen denen sich das Endokarp um so tiefer einfaltet, je mehr sich diese in ihrem Verlaufe dem distalen Teile des Kapselfaches nähern. In diese Einfaltungen reicht die erwähnte untere Öffnungsnaht der Zipfel. Das Plazentargewebe dürfte also nach diesen Befunden bei der Gasausscheidung eine untergeordnete Rolle spielen.

Der Funikulus kommt bei seiner minimalen Ausbildung kaum als Gasbildner in Betracht. Die Samenanlagen sitzen fast unmittelbar den Plazentarwülsten auf.

Nach den Untersuchungen Guerin's (7) ist bei *Staphylea* das innere Integument der Samenanlage fast ebenso kräftig

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

entwickelt wie das äußere und wird bei der Samenbildung aufgelöst, während das äußere erhalten bleibt und bereits in ganz jungen Früchten eine so mächtig entwickelte Hartschichte darstellt, daß unmöglich von den drei Samenanlagen, die im besten Falle zur Entwicklung gelangen, das in der Kapsel enthaltene Gasgemisch herrühren kann, welches übrigens auch samenlose Fruchtfächer erfüllt.

Nach diesen Ergebnissen können wir die Gasbildung der *Staphylea*-Kapsel dem Mesokarp zusprechen, wo bei entsprechenden Lichtverhältnissen Kohlehydrate gebildet und veratmet werden. Bei stärkster Insolation tritt die stärkste Blähung der Kapsel ein, weil das innere Gasgemisch erwärmt sich ausdehnt und durch Herabsetzung der Transpiration und Kohlendioxydzufuhr die Veratmung der Kohlehydrate überwiegt, so daß osmotisch die innere Atmosphäre zunimmt. Schattenfrüchte sind schlaffer.

Sobald mit der Samenreife die Vertrocknung des Perikarps einsetzt, öffnet sich an den unteren Trennungsnähten die Kapsel. An dieser Stelle verläuft im Mesokarp ein Zug von längsgerichteten verholzten Elementen, welche sich lockern. Die Zellen des Endo- und Exokarps über diesem Streifen besitzen ebenfalls Längsverlauf und lockern sich gleichzeitig, so daß an der ganzen Naht der Durchriß erfolgt, der auch noch die beiden Plazentarwülste trennt.

Während also einerseits durch die Austrocknung der Membranen des Endokarps die Osmose nach innen herabgesetzt wird, beginnt andrerseits die Öffnung der Frucht, welche die Aussaat der reifen Samen einleitet.

2. Staphylea Bumalda D. C.

Die anatomischen Verhältnisse der Kapseln dieser Art sind wesentlich dieselben wie bei *Staphylea pinnata* L. Nur bietet die obige Tabelle andere Transpirationsdaten. Der höheren Transpirationsquote von 3 % des Exokarps entspricht die größere Anzahl von 35 Spaltöffnungen für das Quadratmillimeter und von diesem entfällt der 163. Teil auf Transpirationswege, während bei *St. pinnata* $^1/_{168}\,mm^2$ dem Gasaustausche dient.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Dagegen beträgt die Verdunstungsquote des Endokarps nur 5 % gegenüber 11 % bei *St. pinnata*. In beiden Fällen besitzen die verholzten Membranen eine durchschnittliche Dicke von 4 μ. Die genauere Prüfung ergab jedoch, daß *St. pinnata* mehr Tüpfel in der Zellmembran des Endokarps aufweist.

3. Nigella damascena L. (Fig. 2, Taf. *D*).

Die Kapselfrucht dieser Art ist vier- bis fünffächerig und jeder Fachabschnitt endigt distal in ein gekrümmtes Hörnchen. Die Plazenten liegen zentral, winkelständig mit zwei Reihen von Samenanlagen in jedem Fache. Durchschneidet man die

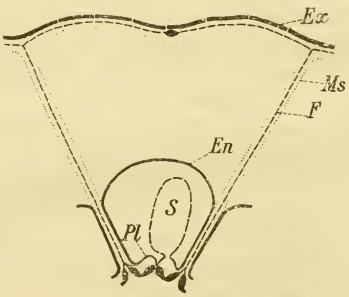


Fig. 2.

Schematischer Querschnitt durch eine Kapsel von *Nigella*. Bezeichnungen wie in Fig. 1. *F* bezeichnet die Faserschichte.

Frucht quer, so sieht man, daß jedes der geräumigen Kapselfächer durch eine dünne, durchsichtige Membran in einen größeren äußeren und einen kleineren inneren Raum der Länge nach geteilt wird, wobei das Septum konzentrisch zur Fruchtwand verläuft. Beide Teile jedes Fruchtfaches enthalten Gas und der innere beherbergt außerdem die Samen. Die junge unreife Kapsel ist saftig und grün und ihr geht die Kammerung ihrer Fächer ab, die erst im Verlaufe der Volumszunahme bei der Reifung auftritt. Die im Fruchtstiele verlaufenden, im Kreise angeordneten Gefäßbündel verteilen sich in der Kapsel folgendermaßen: In der Außenwand jedes Fruchtfaches ist ein Mediannerv vorhanden, während die beiden Marginalnerven in

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

der zugehörigen Plazentarregion sich hinziehen, wobei jeder von ihnen zwei Stränge bildet; der eine verläuft in der einen Plazentarwulst und versorgt die Samenanlagen, der andere ist der Ansatzstelle der Fruchtfachwand genähert und entsendet in diese Verzweigungen. Ist die Kapsel ausgereift, so öffnen sich die Trennungsnähte, welche am vertrocknenden Perikarp an der Spitze der einzelnen Fruchtblätter ventral in der Gegend der Hörnchenbasis verlaufen und die Innenkammer der Fruchtfächer der Aussaat erschließen.

Das Exokarp besteht aus vieleckigen Zellen, die sich um die Spaltöffnungen etwas strahlig anordnen und deren Außenwand samt Kutikula bis 4 μ dick wird. Auf letzterer sind Wachskörnchen abgelagert, welche die unreife Kapsel mit Reif bedecken. Die Spaltöffnungen, 22 für das Quadratmillimeter, sind normal entwickelt und funktionieren gut. Trotzdem der aus der maximalen Öffnungsweite ihres Spaltes berechnete transpirierende Anteil eines Quadratmillimeters des Exokarps nach obiger Tabelle weniger beträgt als bei *Staphylea pinnata* ($^1/_{213}$ gegen $^1/_{168}$), ist doch die Transpirationsquote der Außenfläche der Kapsel in beiden Fällen dieselbe; abgesehen von den Fehlerquellen, die jedes experimentelle Messen beinhaltet, darf man doch in solchen Ergebnissen das Vorhandensein eines unberechenbaren Faktors erblicken, der es verbietet, ohne weiteres aus der Spaltöffnungsanzahl auf die Transpirationsverhältnisse zu schließen.

Das Mesokarp zerfällt in drei Gewebepartien. Unmittelbar unter dem Exokarp liegt ein Parenchym, das aus einer äußeren Schichte großer und ein bis drei Schichten kleinerer Zellen besteht; alle diese Zellen sind arm an Chloroplasten und führen keine Stärke. Auf dieses Parenchym, das dem Exokarp eng anliegend nur der äußeren Fruchtwand angehört, folgt nach innen zu eine Faserschichte, deren Elemente horizontal und zirkulär verlaufen und in den Bastfaserbelag des Mediannerven einerseits und, die Mittelschichte der Fruchtfächerwände bildend, in den Bastfaseranteilen der Marginalstrangteile eine Fortsetzung finden.

Noch weiter innen liegt die mächtigste der drei Gewebepartien, ein Parenchym aus rundlichen Zellen mit reichlichen

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Zwischenzellräumen, dessen äußere Zone mit Chloroplasten ausgestattet ist und Stärke führt, die nach innen immer spärlicher wird. Die innersten Zellen dieses Gewebes platten sich ab, so daß der äußere Teil des septierten Fruchtfaches von den ganz flachen Parenchymelementen des dritten Mesokarpanteiles begrenzt wird. Dieser Anteil bildet auch beiderseits der Faserschichte die Hauptmasse der Fruchtfachwände. Gegen die Plazentarregion nähert sich die hyaline Septarwand den Scheidewänden und legt sich ihnen schließlich an, um als inneres Hautgewebe bis zu den Plazentenwülsten zu fungieren. Querschnitte durch junge Perikarpien lehren bei der mikroskopischen Untersuchung, daß auf das Mesokarp nach innen ein typisches Endokarp folgt, welches sich im Laufe der weiteren Entwicklung ablöst und allmählich zu der erwähnten Scheidemembran wird, welche jedes Fruchtfach in einen äußeren und inneren, gasgefüllten Anteil zerlegt.

Das Endokarp setzt sich aus lückenlos zusammenschließenden Zellen zusammen, welche längsgestreckt, hyalin und ziemlich weitlumig sind. Ihre Membran ist allseits kutinisiert und bis 5 μ dick. Frühzeitig trocknet das Gewebe aus, während das übrige Perikarp noch den normalen Stoffwechsel erhält.

Das Gewebe der Plazentenwülste besteht aus isodiametrischen, dickwandigen Elementen, welche nur geringe Zwischenräume besitzen. Im Innern dieser Zellen wird Stärke gespeichert. Während die starken Zellwände Zellulosereaktion geben, besteht die Membran der an das innere Fruchtfach grenzenden Randzone im Anschluß an das Endokarp aus Kutikularsubstanz.

Der Nabelstrang ist ganz kurz und wenig abgesetzt. Die Integumente der Samenanlagen bleiben lange grün und weich. Erst mit der fortschreitenden Ablösung des Endokarps von der dritten Schichte des Mittelgewebes der Fruchtwand beginnen sie zu bleichen und es vollzieht sich die Bildung der Samenschale.

In der Gasausscheidung bei der Entwicklung der *Nigella*-Kapsel lassen sich zwei Phasen unterscheiden. Zuerst erfolgt nach dem Verblühen eine Aufblähung des Fruchtknotens, die

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

zur Bildung von Fruchtfächern im Umfange der späteren inneren Kammern der Kapselfächer führt. Das allseits kutinisierte Endokarp, dessen Membranen eine Diosmose von Gasen aus den darunter liegenden Geweben hindern, läßt nur die eine Annahme zu, daß die erste Blähung des Fruchtknotens durch Ausatmung der sich entwickelnden, noch grünen Samenanlagen zustande kommt. Sobald diese Gasausscheidung aufgehört hat und die innere Kammer eine bestimmte Größe besitzt, setzt als zweite Phase der Kapselbildung die Ablösung des Endokarps ein. Zwischen diesem und dem Mesokarp wird die gasgefüllte äußere Kammer angelegt, welche im Laufe der weiteren Entwicklung bald die innere an Volumen übertrifft. Mit Rücksicht auf das undurchlässige Endokarp, das sich als lückenloses Septum zwischen beiden Kammern ausspannt, muß die Gasbildung in das Mesokarp verlegt werden. Hier finden sich, wie erwähnt, in der äußeren, an die Faserschichte grenzenden Zone Zellen mit Chloroplasten und Stärke. Demnach muß die Faserschichte für die durch die Spaltöffnungen hineindiffundierte äußere Luft ziemlich durchlässig sein, weil erst unter ihr der Hauptherd der Assimilationstätigkeit liegt; denn das unter dem Exokarp gelegene, wenig mächtige, an Chloroplasten arme Gewebe dürfte weit weniger bei der Synthese der Kohlehydrate eine Rolle spielen. Diese spielt sich vielmehr, wie schon die Ablagerung von Stärke bezeugt, in den an die Faserschichte grenzenden Teilen der dritten Gewebepartie des Mesokarps hauptsächlich ab. Die Veratmung der Kohlehydratmengen in diesen Teilen führt zur Entstehung des kohlendioxydreichen Gasgemisches der äußeren Kammer. Der Druck dieser inneren Atmosphäre der Kapsel treibt die Blähfrucht weiter auf, indem er zwischen das Endokarp, auf dem von innen her der Druck des Gasgemisches der inneren Kammer lastet, und die gaserzeugende Schichte des Mesokarps die äußere, sich stetig erweiternde Kammer einschaltet. Durch den Druck werden die an das Kammerlumen grenzenden Parenchymzellen epithelartig niedergedrückt, so daß sich sekundär eine Art Hautgewebe vorfindet. Der innere Überdruck ist aber gering und wird beständig durch die Wachstumsvorgänge der Kapselgewebe entspannt, bis endlich die ausgewachsene Frucht

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

mit der Samenreife zu vertrocknen beginnt und die Trennungsgewebe in Funktion treten. Die plazentare Stärke verschwindet im Laufe der Samenentwicklung als zugeführtes Baumaterial derselben. Die Faserschichte bildet neben ihrer Funktion als Öffnungsmechanismus noch ein Stützgewebe für die aufrecht ansitzende Kapsel, wie es ihr inniger Zusammenhang mit dem mechanischen Anteil der Fruchtblattnervatur bezeugt.

Wiegand (20) spricht die Ansicht aus, daß die bei vielen Ranunculaceen auftretenden Achänien reduzierte Kapseln darstellen, bei denen durch mangelhafte Ausbildung der Ovarhöhlung eine Rückbildung der Samenanlagen bis auf eine sich einstellte. Denkt man sich die Gasbildung bereits in den ersten Entwicklungsstadien des jungen Fruchtknotens unterbunden, so würde dadurch in der nicht erweiterten Samenanlagenhöhlung ein Hemmnis für die Entwicklung mehrerer Samen geschaffen, was im Laufe der Phylogenie der verschiedenen Formen aufgetreten sein mag.

4. Colutea orientalis Mill. (Fig. 3, Taf. *A*).

Die Frucht gehört nach Fucskó (5) dem Balgfruchttypus der Leguminosen an und zeigt von allen untersuchten Pneumatokarpien die stärkste innere Gasbildung. Der anfänglich schlanke, längliche Fruchtknoten gewinnt hierdurch im Laufe der Entwicklung eine kahnförmige, gedrungene Gestalt, wobei die grünen Fruchtwandungen verblassen, gelblich oder rötlich angeflogen erscheinen und einen pergamentartigen Charakter zur Zeit der Reife annehmen. Reich entwickelt ist die Plazentarregion mit ihren zahlreichen Samenanlagen, die an langen Nabelsträngen hängen. Diese Teile werden von den beiden ventralen Marginalsträngen versorgt, während der einfache Rückennerv nur in das Perikarp seine Verzweigungen sendet, wie es die Untersuchungen Fucskó's (5) für alle Papilionaceenfrüchte festgestellt haben. Die Trennung setzt ventral zwischen den beiden Marginalsträngen ein und schreitet von dem spitzen, distalen Ende basipetal weiter.

Die Anatomie der Fruchtwand wurde unter anderen Papilionaceenfrüchten auch bei *Colutea* L. von Fucskó (5) studiert,

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

so daß nur erübrigt, spezielle histologische Details hervorzuheben.

Das Exokarp ist ein Gewebe epidermalen Charakters, bestehend aus vielgestaltigen, polygonalen Zellen, deren äußere Kutikularschichte bis 2 μ mächtig wird. Die Spaltöffnungen sind mehr rundlich gestaltet und zeigen öfter Verkümmerung der Schließzellen; auf das Quadratmillimeter entfallen durchschnittlich 45 Stommata.

Das Mesokarp setzt sich nach Fucskó (5) aus einem parenchymatischen Assimilationsgewebe und einer prosenchymatischen Doppelschichte, deren Fasern sich unter einem

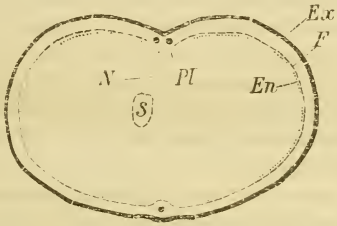


Fig. 3.

Schematischer Querschnitt durch eine *Colutea*-Frucht. Bezeichnungen wie in Fig. 1 und 2.

Winkel von 45° kreuzen, zusammen. Ersteres besteht aus Zellen, welche neben Chloroplasten Stärke führen und geringe Interzellularen aufweisen. Der Stärkegehalt nimmt nach innen stark ab und schwindet im Laufe der Entwicklung der Frucht gänzlich. Die an die Faserschichte grenzende Parenchymzone führt fast gar kein Blattgrün noch Stärke. Die beiden Lagen der Faserschichte enthalten langgestreckte, verholzte, prosenchymatische Elemente mit zarten Spaltentüpfeln in den verdickten Wänden. Der Zusammenschluß der Faserzellen zum Gewebe ist lückenlos, wobei eine Mächtigkeit von 70 μ erzielt wird. Die mechanische Widerstandskraft des Fasergewebes ergibt sich beim Mazerieren, indem die Mischung nach Schultze in stärkster Konzentration den Zusammenhang der Zellen erst zu lockern vermag, während beim Zerschleißen der Fruchtwand das Fasergewebe sich unversehrt entfernen läßt. Die

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

mechanische Funktion der Faserschichte hat in der Literatur vielfach eingehende Darstellung erfahren, nicht aber ihre Permeabilität für Wasserdampf und Gase, welche bei der Frage nach der Herkunft der Gase im Fruchtinnern interessieren muß.

Wurden geöffnete, frischgepflückte Bälge bis auf die Plazentarregion mit einer Vaselinschichte bedeckt, so ergaben sich aus den Versuchen Wägungsverluste, welche durchschnittlich 4 % des Frischgewichtes betrugen, während die Transpirationsquote der Fruchtinnenseite überhaupt nach obiger Tabelle 6 % ausmacht. Somit entfallen durchschnittlich 2 % des Frischgewichtes als Transpirationsanteil auf das Gebiet des von der Faserschichte begrenzten Mesokarps, während das Plazentengewebe doppelt so viel an Wasserdampf abgibt und von der Faserschichte freigelassen wird. Allerdings begreifen die 4 % Gewichtsverlust auch die Nabelstränge und Samenanlagen; trotzdem überwiegt an Flächenausdehnung das Plazentargebiet samt Anhängen nicht die Oberfläche des übrigen Fruchtinnern um das Doppelte, so daß man eine gleichmäßige Verteilung der Verdunstungsmenge über die ganze Fruchtinnenseite annehmen könnte. Durch die Faserpartie des Mesokarps wird also das Maximum der Gasausscheidung in die Gegend der Plazenta verlegt.

Das Endokarp ist eine zarte, aus dünnwandigen, langgestreckten Zellen bestehende Haut, welche innen der Faserschichte anliegt. Die Zellmembranen geben schwache Zellstoffreaktion und zeigen keine Kutikularbildung. Auffallend sind die großen Zellkerne, die an zarten Plasmasträngen im Lumen suspendiert sind. Die Untersuchung von Dünnschnitten durch junge Fruchtknoten ergab, daß die von Fucskó (5) zum Mesokarp gerechneten Faserschichten bei *Colutea* aus demselben kubischen Endothel hervorgehen, welches auch dem Endokarp seine Entstehung gibt. Indem sich die einzelnen Zellen durch zwei aufeinanderfolgende Tangentialwände teilen, entstehen aus der einfachen Zellage drei, von denen die beiden innersten je eine Lage der doppelten Faserschichte ergeben, so daß letztere als ein Derivat des inneren Hautgewebes zu betrachten wäre, wofür auch beim entwickelten Endokarp die ähnliche Gestalt der gestreckten Zellen spricht.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Die Plazenta entspricht anatomisch dem parenchymatischen Mesokarp, das gegen das Fruchtinnere, ohne eigentliches Hautgewebe zu besitzen, kutinisierte Zellmembranen bildet. Das Gewebe zeichnet sich durch lockeren, aerenchymatischen Charakter aus und begleitet in zwei Längswülsten die beiden ventralen Nerven des Fruchtblattes, von denen die Funikularstränge ausgehen. Die Faserschichte und der häutige Anteil des Endokarps hören an der Basis der Plazentenwülste auf und oberhalb dieses Randes ist das Parenchym ganz locker gelagert und die einzelnen Zellen fast isoliert, wobei ihre Membran an diesen Stellen bedeutende Dicke erreicht und von einfachen Tüpfeln gegen die Nachbarzellen durchsetzt wird. Während das Mesokarp im Bereiche der übrigen Fruchtwand nur in den äußeren Teilen Stärke in seinen Zellen aufweist, strotzen die Elemente dieser aerenchymatischen Durchbruchsstellen gegen das Balglumen von Stärkekörnern und es reicht die Anhäufung tief in das lakunöse Gewebe der Plazenta hinein, um entlang des Randes der beginnenden Faserschichte scharf abgesetzt zu verschwinden.

Ähnlich ist der Nabelstrang beschaffen. Nur schließen sich hier die Randzellen des lockeren Gewebes zu einer Hautschichte mit papillösen Vorragungen zusammen, die hie und da durch Lockerung ihrer Elemente durchlässig wird. Bis auf den zentralen Gefäßbündelstrang ist auch das Gewebe des Funikulus reichlich von Stärke erfüllt.

Die Samenanlagen bleiben lange grün und ihr Gasaustausch soll nach der Ansicht Lubimenko's (12) die zur Blähung des Balges nötige Gasmenge allein liefern. Unzweifelhaft spielt die Gasausscheidung der sich entwickelnden Ovula, welche vornehmlich bei diesem Entwicklungsstadium durch die Integumente vor sich geht, eine gewisse Rolle. Sobald aber durch die Anlage der Testa und die Ausbildung des hilaren Apparates durch Abdrosselung der Funikulargefäße der Stoffwechsel herabgesetzt wird, müssen, da die Blähung der Frucht noch weiterschreitet, andere Faktoren bei der Gasbildung mitspielen. Andrerseits findet man wohlgebildete Früchte mit verkümmerten Samenanlagen, deren innere Atmosphäre also nicht einzig und allein ein Resultat der Samen-

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

bildung sein kann. Die lakunöse Ausbildung der Plazenta und des Nabelstranges, die durch Zellockerung gebildeten Kommunikationen mit dem Innenraum des Balges, das Aussetzen der behindernden Faserschichte in diesem Gebiete und die auffällige Anhäufung von Stärke daselbst lassen die Annahme berechtigt erscheinen, daß die in diesen Teilen angehäuften Kohlehydrate veratmet werden und das Kohlendioxyd der inneren Atmosphäre dieser Herkunft ist. Denn obgleich der hilare Apparat vor der Dehiszenz des Perikarps ausgebildet ist und die Zufuhr der aufgestapelten Kohlehydrate immer mehr herabsetzt, verschwinden die Stärkemassen gänzlich zur Zeit der Vertrocknung des Perikarps aus der Plazenta und dem Nabelstrange, was unmöglich auf eine Ableitung zum Samen oder fruchtstielwärts beruhen kann, da beiderseits die Leitungsbahnen daran sind, funktionell ausgeschaltet zu werden. Der zunehmende Stärkeschwund dürfte also die beste Erklärung in der Veratmung finden, die teils oxydativ, teils intramolekular verlaufen mag.

Auch hier kann man zwei Phasen unterscheiden: in der ersten beteiligen sich Plazenten, Nabelstränge und Samenanlagen gleichmäßig an der Bildung der inneren Atmosphäre, während in der zweiten der Stoffwechsel mit der Ausbildung der Testa sinkt und nunmehr dem Gewebe der Plazenta und des Funikulus die weitere Aufblähung des Balges zukommt.

Die Dehiszenz erfolgt mit der Vertrocknung der Fruchtwand an der Bauchnaht entlang einer Trennungsschichte gelockerter Zellen zwischen den Marginalsträngen (siehe Fucskó [5]).

Im Gegensatze zu Lubimenko (12) konnte ich feststellen, daß eine Öffnung des Perikarps vor der Zeit nur dann die weitere Ausreifung der Samen behindert, wenn sie vor der Ausbildung der Lichtlinie der Malpighischen Elemente stattfindet, deren Funktion von Mattirolo und Buscalioni (14) als transpirationshemmend gefunden wurde. Wird die Fruchtwand vor diesem Stadium geöffnet, so verdorren die Samenanlagen infolge übermäßiger Abgabe von Wasserdampf.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

5. Colutea halepica Lam.

Die anatomischen Verhältnisse der Fruchtgewebe stimmen mit denen der vorigen Art ziemlich überein. Nur einige Abweichungen kommen vor, welche an der Hand obiger Tabelle sich mit den gefundenen Daten vereinbaren lassen. Auffällig ist zunächst, daß trotz der geringeren Anzahl von Spaltöffnungen für ein Quadratmillimeter des Exokarps und der stärkeren Entwicklung der Kutikula desselben bis 6 μ Dicke die Transpirationsquote der Fruchtaußenseite 6 % des Frischgewichtes gegen 4 % bei *C. orientalis* ausmacht, obgleich bei letzterer Art 45 Spaltöffnungen gegen 40 bei *C. halepica* auf dem Quadratmillimeter zu finden sind. Berechnet man aber aus den Maßen der maximalen Öffnungsweite des stomatären Spaltes die Größe des wasserdampfabgebenden Anteiles eines Quadratmillimeters Exokarp, so ergibt sich, daß bei *C. orientalis* trotz der größeren Spaltöffnungsanzahl nur $^1/_{153}$ des Quadratmillimeters Außenfläche gegen $^1/_{91}$ bei *C. halepica* zu transpirieren vermag.

Die Faserschichte wird auch bei dieser Art 70 μ mächtig. Dagegen bedeckt sie die Plazentenwülste viel weiter, als dies bei *C. orientalis* der Fall ist. Ferner sind die Gewebe der Plazenta und des Nabelstranges viel weniger aerenchymatisch und lakunös gestaltet und die Kommunikationswege durch Zellisolierung der Randpartien sind weniger ausgebildet. Hiermit stimmt die geringere Verdunstungsquote von 2 % an der Innenseite der Frucht gut überein und die gleiche Ausbildung der Faserschichte bei so verschiedenen Transpirationsmengen weist auf die Bedeutung der differenten Plazenten und Nabelstränge bei beiden Arten hinsichtlich der Wasserdampf- und Gasabgabe hin.

6. Astragalus cicer L. (Fig. 4, Taf. *C*).

Auch die Frucht dieser Papilionacee gehört dem Balgfruchttypus Fucskó's (5) an. Die Form erinnert etwas an die eines Radieschens. Das Perikarp ist borstig behaart, von fleischiger Beschaffenheit, die später allmählich in Vertrocknung übergeht, und fühlt sich prall an. Das Fruchtinnere

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

wird durch eine Längsscheidewand, die von dem Rücken des Fruchtblattes vorgefaltet erscheint und lose mit dem ventralen Plazentarteile median zusammenhängt, in zwei Kammern geteilt, denen je ein Plazentarwulst mit zahlreichen Samenanlagen angehört. Diese falsche Scheidewand spielt eine Rolle bei der Dehiszenz der Frucht, wie Ginsbourg (6) nachgewiesen hat. Je nachdem nämlich die sklerenchymatischen Belege der beiden Marginalnerven »au sommet de la fausse cloisson« getrennt verlaufen oder zu einem Strange verschmelzen, erfolgt zwischen ihnen eine Spaltung der Wand oder die Frucht öffnet sich überhaupt nicht. Bei *Astragalus cicer* treten zwei sklerenchymatische Stränge auf, woraus man

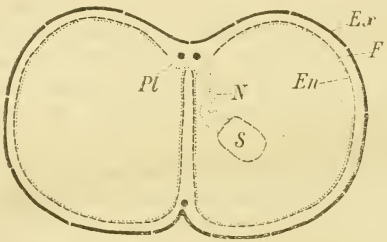


Fig. 4.

Schematischer Querschnitt durch eine Frucht von *Astragalus*. Bezeichnungen wie in Fig. 1 und 2.

bereits an der unreifen Frucht den sich öffnenden Typus erkennen kann. Die anfangs grüne Blähfrucht nimmt, sobald das Perikarp zu vertrocknen beginnt, eine immer dunklere Färbung an, die sich dunkelbraun nähert.

Das Exokarp besteht aus länglichen und isodiametrischen Zellen, zwischen denen 30 Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter auftreten, welche mit ihrer größten Spaltweite $^1/_{125}$ der Flächeneinheit der Fruchtaußenseite als transpirierenden Anteil darstellen. Dieser Anteil scheint im Vergleiche zu der geringen äußeren Transpirationsquote, wie sie bei *Nigella damascena* und *Staphylea pinnata* gefunden wurde (siehe die Tabelle der Einleitung!) unverhältnismäßig groß zu sein. Dieses Mißverhältnis dürfte seine Erklärung durch das Vorhandensein

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

von 50 Trichomen auf dem Quadratmillimeter finden, so daß $^1/_5$ der Flächeneinheit Haare trägt, welche die Transpiration herabsetzen müssen. Diese Trichome sitzen vermittels einer Basalzelle einer Zelle des Exokarps auf; ihre Wände bestehen aus Zellulose und sind sehr dick unter Freilassung eines engen Lumens. Die Kutikula des Exokarps überzieht auch die Trichome und bildet kleine Wärzchen an deren Oberfläche. Interessant ist das Auftreten von Stärkekörnern in den Trichomen und ihren Grundzellen.

Das Mesokarp ähnelt in seinem Baue dem gleichen Gewebe bei *Colutea*. Auch hier findet sich Blattgrün und Stärke vornehmlich in den unter dem Exokarp gelegenen Teilen vor. Die Faserschichte zeigt ähnlichen Aufbau und gleiche Mächtigkeit wie bei *Colutea*.

Nur das innerste Hautgewebe zeichnet sich hier bei gleicher Zartheit seiner Zellen durch mehrzellige Trichome aus, die, wie das ganze zarte Gewebe überhaupt, Chloroplasten und Stärke führen.

Auch bei dieser Art setzt sich die doppelte Faserschichte nicht in die Plazenta fort, während die inneren Trichome des hier gelockerten Hautgewebes auch die beiden Plazentenwülste bekleiden und deren Verwachsung eine lose Verbindung mit dem Rande der falschen Scheidewand bewerkstelligt. Hier sind nämlich die Anteile der Faserschichte gegenüber der zwischen den Plazentenwülsten verlaufenden Rinne unterbrochen und es reicht das Mesokarp der falschen Scheidewand unmittelbar an das Hautgewebe heran, dessen Zellen, trichomatisch verlängert, sich mit ähnlichen Gebilden der Plazentenfurche zu einem losen Gewebe verbinden. Die Gewebe der Plazenta und des gewundenen Nabelstranges sind ähnlich wie bei *Colutea* locker und lakunös gebaut und außerhalb der endigenden Faserschichte mit Stärke angefüllt. Kurz unterhalb des hilaren Apparates schwillt der Nabelstrang kugelig an.

Ähnlich wie bei *Colutea* kann man auch bei diesem Typus zwei Phasen der Gasbildung unterscheiden; die erste mit starkem Anteil der sich entwickelnden Samenanlagen bis zur Bildung des hilaren Apparates und der Lichtlinie der

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Malpighischen Elemente, während die zweite durch Veratmung des in den lakunösen Geweben gespeicherten Stärkevorrates charakterisiert ist. Die hohe innere Transpirationsquote von 13 % kann die Folge der reichen inneren Flächenentwicklung sein, wie sie durch die Trichome der inneren Hautschichte gegeben ist, deren eingelagerte Stärke auf einen regen Stoffwechsel schließen läßt, dem die dünnen Zellwände wenig Widerstand leisten, so daß Wasserdampf und Gase leicht auf diosmotischem Wege abgegeben werden können, wodurch die innere Atmosphäre bereichert wird.

Zusammenfassung.

Im vorhergehenden wurde eine Reihe von Früchten untersucht, als deren gemeinsame Eigenschaft der Besitz einer inneren Atmosphäre erscheint, welche unter höherem Drucke stehend als die äußere eine Aufblähung der im unreifen Zustande durch Wachstum nachgiebigen Fruchtwand bewirkt und auf diese Weise als formender Faktor sich betätigt. Alle diese Früchte kann man als Blähfrüchte oder Pneumatokarpien zusammenfassen.

Die Herkunft der blähenden Atmosphäre ist der Veratmung von Kohlehydraten zuzuweisen, wie schon ihr reicher Gehalt an Kohlendioxyd beweist. Die Kohlehydrate sind autochthone Bildungen der im unreifen Zustande mit Blattcharakter begabten grünen Fruchtwand. Der gering entwickelte Phloemanteil der mesokarpalen Nervatur deutet auf geringe Ableitungsmöglichkeiten für die Assimilate hin, so daß der reifende Fruchtknoten das für die Gasbildung nötige Veratmungsmaterial selbst erzeugt und durch die Stielstränge nur hauptsächlich Wasserzufuhr erhält.

Die Veratmung findet in allen Fruchtgeweben statt, wo Kohlehydratmengen sich ansammeln und für die Fruchtblähung kommen in erster Linie diejenigen Gewebe in Betracht, wo sich die größte Anhäufung von Kohlehydraten feststellen läßt und wo die Diosmose der Atemgase am leichtesten vor sich gehen kann.

Als solche Gewebekomplexe sind die Samenanlagen bis zur Ausbildung der Testa und bei reichlicher Anzahl zu

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

betrachten, ohne aber der Grundfaktor für die Aufblähung zu sein (*Staphylea*). Ferner geht die Gasbildung von der Plazenta und dem Nabelstrange (*Colutea*, *Astragalus*), dem Endokarp (*Astragalus*) und dem Mesokarp allein (*Staphylea*) aus. *Nigella* stellt eine Kombination der Samenatmung mit der Gasbildung im Mesokarp dar.

Durch Hervorhebung der am vorzüglichsten an der Bildung der inneren Atmosphäre beteiligten Gewebe lassen sich aus den von mir untersuchten Pneumatokarpien folgende Typen aufstellen:

1. *Staphylea*-Typus; Veratmung im Mesokarp und Diosmose durch das einschichtige Endokarp.

2. *Nigella*-Typus; Veratmung im Mesokarp und Ablösung des undurchlässigen Endokarps einerseits, andrerseits Atmungsgase der reifenden Samenanlagen.

3. Leguminosen-Typus; Veratmung anfänglich in den zahlreichen Samenanlagen, dann vornehmlich im lakunösen Gewebe der Plazenta und des Nabelstranges, wobei das Endokarp eine Rolle mitspielen kann als Veratmungsstätte (*Astragalus*).

Die biologische Rolle der inneren Atmosphäre ist teils die Schaffung eines dampfgesättigten Mediums für die Samenentwicklung, teils ein Mittel, um die Frucht möglichst leicht und geräumig zu machen, damit der Wind als Verbreitungsfaktor in Anspruch genommen werden kann.

Literatur.

1. Adlerz, Bidrag till Fruktväggens anatomi hos Ranunculaceae. Örebro 1884.
2. Barthélémy, Du passage des gaz à travers des membranes colloidales d'origine végétale. Compt. rendus, 57, No. 6, 1873, 427 ff.
3. De Negri, Analisi dei gas contenuti nei follicoli di una specie di Gomphocarpus. Mlp. an., 5, 428 ff.
4. Devaux, Sur la transpiration des cellules à l'intérieur des tissus massifs. C. R. Paris, 112, 1891, 311 ff.
5. Fucskó, Anatomie, Entwicklung und Biologie der Fruchtwand der Papilionatae. Bot. Közlem, 7, 1909, 154 ff.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

6. Ginsbourg, Rôle de la structure vasculaire de la fausse cloisou dans la déhiscence du fruit des Astragalées. Dipl. Études sup. Paris 1908.
7. Guérin, Développement de la graine et en particulier du tégument seminal de quelques Sapindacées. Journ. de Bot., 1901, t. 15, 336 ff.
8. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.
9. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
10. Livache, Recherches sur la nature des gaz contenus dans les tissus des fruits. Ann. de chimie et de physique, Paris 1877, 5. Sér., T. 12, 429 ff.
11. Lonay, Contribution à l'anatomie des Rénoncolacées: Structure des péricarpes et des spermodermes. Arch. Inst. Bot. Liége 1901, vol. 3.
12. Lubimenko, Étude physiologique sur le développement des fruits et des graines. C. R. Acad. Sc. Paris, 147, 1908, 435 ff.
13. Mangin, Recherches sur la pénétration ou la sortie des gaz dans les plantes. Ann. sc. agronom. franc. et étr., 1888.
14. Mattirolo-Buscalioni, Il tegumento seminale della papiglionacee nel meccanismo della respirazione. Mlp. an., 4, 1890.
15. Dieselben, Ricerche anatomo-fisiologiche sui tegumenti seminali delle Papilionacee. Mem. Accad. Szienze Torino, ser. 2, t. 42.
16. Dieselben, Nota preventiva zu 15. A. A. Torino, 1889, vol. 24, fasc. 2.
17. Palladin, Die Bedeutung der Kohlehydrate für die intramolekulare Atmung der Samenpflanzen. Arb. d. Naturf. Ver. zu Charkow, 1894.
18. Pfäfflin, Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte, Bau und Funktion der Nabelspalte und der darunter liegenden Tracheideninsel verschiedener praktisch wichtiger Papilionaceen-Samen. Inauguraldiss. Bern 1897.
19. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1, Leipzig 1897.
20. Wiegand, The structure of the fruit in the order Ranunculaceae. Proc. American. Micr. Soc., 1894, 69 ff.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

Erklärung der Tafelfiguren.

A. Längsschnitt durch den Nabelstrang von *Colutea orientalis* Mill. im basalen Teile. Präparat nach Jodbehandlung. *i* bezeichnet eine durch Gewebelockerung gebildete Durchlaßstelle für den Gasaustausch.

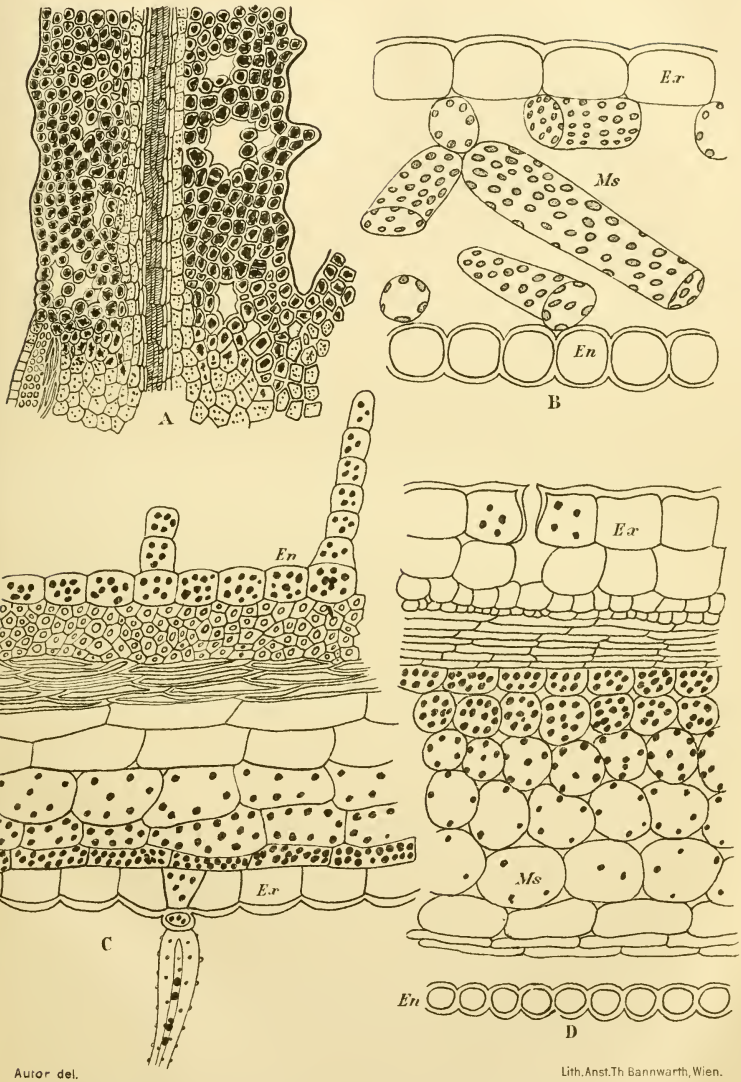
B. Querschnitt durch die Fruchtwand von *Staphylea pinnata* L. Präparat nach Jodbehandlung. *Ex* bezeichnet das Exokarp, *Ms* das Mesokarp, *En* das Endokarp.

C. Querschnitt durch die Fruchtwand von *Astragalus cicer* L. Präparat nach Jodbehandlung. Bezeichnungen wie in Fig. *B.*

D. Querschnitt durch die Fruchtwand von *Nigella damascena* L. Präparat nach Jodbehandlung. Bezeichnungen wie in Fig. *B.*

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog



Autor del.

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien.